

Распространение и морфометрические особенности обыкновенной жабы *Bufo bufo* L. (Bufonidae, Amphibia) на Северо-Востоке европейской части России

А. В. Бобрецов^{1, 2✉}, Н. М. Быховец², С. К. Кочанов², А. Н. Петров²

¹ Печоро-Илычский государственный природный заповедник
Россия, 196436, Республика Коми, Троицко-Печорский район, пос. Якша

² Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Информация о статье

Оригинальная статья

УДК 597.841:574.9:591.4

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-3-16>

Поступила в редакцию 20.12.2021,
после доработки 26.01.2022,
принята 11.02.2022

Аннотация. Обсуждаются распространение и морфометрические особенности обыкновенной жабы, *Bufo bufo* на Северо-Востоке европейской части России. Северная граница ареала вида в регионе имеет сложную конфигурацию. На западе региона жаба встречается до широты 65°42', в центральной части – до широты 63°01', на востоке граница смещается на север до 64°13', а затем вдоль Урала идет к югу. На формирование современного ареала вида в регионе оказали влияние обширная сеть водотоков и глобальное изменение климата. За последние 70 лет обыкновенная жаба расширила границы своего обитания по р. Печора более чем на 600 км. Морфометрическая изменчивость обыкновенной жабы оценивалась по 13 линейным признакам и 7 индексам на примере четырех локалитетов Республики Коми (Печора, озера Белое, Локчим и Сысола). По большинству признаков выявлены достоверные половые различия: их значения у самок выше, чем у самцов. Жабы обоих полов, населяющие восточные и северные локалитеты (Печора, оз. Белое), по размерам мельче животных из юго-западных районов региона (Локчим, Сысола). Наибольший вклад в дискриминацию выборок вносит длина тела *L.*, длина бедра *F.*, длина голени *T.*, длина *L.c.* и ширина *L.t.c.* головы.

Ключевые слова: Bufonidae, динамика ареала, географическая и внутривидовая изменчивость, морфологические признаки и индексы

Финансирование: Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» (№ гос. регистрации 1021051101423-9-1.6.12; 1.6.13; 1.6.14).

Образец для цитирования: Бобрецов А. В., Быховец Н. М., Кочанов С. К., Петров А. Н. 2022. Распространение и морфометрические особенности обыкновенной жабы *Bufo bufo* L. (Bufonidae, Amphibia) на Северо-Востоке европейской части России // Современная герпетология. Т. 22, вып. 1/2. С. 3 – 16. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-3-16>

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная, или серая жаба (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) широко распространена в Европе и западной части Северной Азии (Кузьмин, 2012). На Северо-Востоке европейской части России обычна в южных районах региона (Ануфриев, Бобрецов, 1996), но севернее 62° с.ш. она становится редкой и встречается локально. По этой причине северная граница распространения данного вида в регионе остается не вполне ясной. Вместе с тем в

западной части ареала в Финляндии обыкновенная жаба достигает широты 68° с.ш. (Roth et al., 2016), в Мурманской области – 67° с.ш. (Макарова, Шкляревич, 1999), в Архангельской области – 64°30' с.ш. (Кузьмин, 2012). Северная граница распространения данного вида на Европейском севере в направлении с запада на восток смещается к югу. Одним из важных факторов распространения амфибий является климат, так как между температурой окружающей среды и температурой тела

✉ Для корреспонденции. Печоро-Илычский государственный природный заповедник.

ORCID и e-mail адреса: Бобрецов Анатолий Васильевич: <https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>, avbobr@mail.ru; Быховец Наталья Михайловна: bykhovets.n@ib.komisc.ru; Кочанов Сергей Калистратович: <https://orcid.org/0000-0002-5810-6452>, kochanov@ib.komisc.ru; Петров Анатолий Николаевич: tpetrov@ib.komisc.ru.

этих животных существует тесная связь (Buckley, Walter, 2007; Sunday et al., 2014).

Географические различия в размерах тела выявлены у многих видов амфибий (Ляпков, 2012; Olalla-Tárraga, Rodríguez, 2007), в том числе и у обыкновенной жабы (Лада, 2006; Cvetković et al., 2009). Однако в отношении применимости для этой группы животных экогеографического правила Бергмана, по которому температура окружающей среды выступает в качестве основного детерминанта изменения размеров тела, существуют противоречивые мнения. Одни исследователи указывают, что размеры тела соответствуют данной закономерности – они увеличиваются с понижением температуры среды (Ashton, 2002; Olalla-Tárraga, Rodríguez, 2007), другие – на ее отсутствие (Adams, Church, 2008; Slavenko, Meiri, 2015) и даже противоположную тенденцию (Cvetković et al., 2009; Sinsch et al., 2010). Это означает, что у амфибий экогеографические адаптации не являются следствием только воздействия температуры среды. Большое влияние оказывают и другие факторы, среди которых продолжительность активного периода, темпы роста, различия в возрастном составе (Ляпков, 2012; Hjernquist et al., 2012; Leung et al., 2021).

Закономерности морфологической изменчивости обыкновенной жабы на территории Русской равнины впервые описаны С. Г. Ладой (2006). К настоящему времени накоплен материал по размерным признакам вида в разных регионах (Пестов и др., 2001; Ручин, Рыжов, 2006; Рыжов, Яковлев, 2009; Корзиков, 2016; Файзулин, 2016). Для Северо-Востока европейской части России морфометрическая характеристика жабы дана на основе одной популяции с юго-востока Республики Коми (Ануфриев, Бобрецов, 1996).

В статье приведены новые точки находок данного вида в регионе, которые позволяют уточнить северную границу его распространения. Впервые анализируется внутривидовая изменчивость размерных признаков обыкновенной жабы на Северо-Востоке европейской части России и рассматриваются особенности морфологии вида в контексте его положения на северной периферии ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для составления кадастра находок обыкновенной жабы на Северо-Востоке европейской части России использовали опубликованные материалы (Ануфриев, Бобрецов, 1996) и данные авторов статьи. За последние два десятилетия отмечены новые точки находок амфибий. Учтены также устные сообщения, полученные нами от респон-

дентов. В результате распространение вида на территории оценено по 40 точкам находок.

Для оценки морфологической изменчивости *B. bufo* в регионе проанализированы выборки из четырех локалитетов: Печора (окрестности пос. Якша), оз. Белое, Локчим (окрестности с. Позтыкерос) и Сысола (окрестности с. Ыб). Максимальное расстояние между крайними точками составляет около 360 км, минимальное – 48 км. Для измерений использованы взрослые жабы, пойманные в период размножения (май – начало июня). Всего промерено 440 амфибий (315 ♂♂ и 125 ♀♀).

Морфометрическая изменчивость обыкновенной жабы оценивалась по 13 линейным признакам (Банников и др., 1977; Лада, 2012): *L.* (*Longitudo corporis*) – длина тела – расстояние между кончиком морды и центром клоакального отверстия; *F.* (*Longitudo femoris*) – длина бедра – расстояние от центра клоакального отверстия до дистального конца бедра (измеряется на согнутой конечности); *T.* (*Longitudo tibiae*) – длина голени (измеряется на согнутой конечности); *L.c.* (*Longitudo capitis*) – длина головы – расстояние от кончика морды до края (верхней точки) затылочного отверстия; *Lt.c.* (*Latitudo capitis*) – ширина головы – наибольшее расстояние между основаниями нижних челюстей; *D.r.o.* (*Distantia rostri oculi*) – длина рыла – расстояние от кончика морды до переднего края глаза; *Sp.c.r.* (*Spatium canthi rostralis*) – ширина рыла – расстояние между внутренними краями темных носовых полосок; *D.n.o.* (*Distantia naris-oculi*) – расстояние от ноздри до переднего края глаза; *L.o.* (*Longitudo oculi*) – длина глаза; *Lt.p.* (*Latitudo palpebrae*) – наибольшая ширина верхнего века; *Sp.n.* (*Spatium naris*) – промежуток между ноздрями; *L.tym.* (*Longitudo tympani*) – наибольшая длина барабанной перепонки; *C.int.* (*Calculus internus*) – наибольшая длина внутреннего пяточного бугра. Измерения производились штангенциркулем на правой стороне тела фиксированных животных с точностью до 0.1 мм.

Полученные данные по линейным признакам использовали для расчета семи индексов: *L./F.*, *L./T.*, *F./T.*, *L./L.c.*, *L.c./Lt.c.*, *L.c./D.r.o.*, *L.c./Sp.n.* В качестве показателя относительной величины каждого из морфометрических признаков использовали линейный индекс, т.е. отношение величины данного признака к длине тела (Ляпков и др., 2012). Для каждого признака рассчитывали основные статистические параметры – среднюю (*M*) и ошибку средней (*m*). Предварительно проведена проверка на нормальность распределения значений морфологических параметров выборок с помощью критерия Колмогорова –

Смирнова. Достоверность различий между значениями признаков оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Достоверными считались различия при $p < 0.05$. Проведен корреляционный анализ абсолютных значений признаков и их индексов с длиной тела, что позволило установить изменчивость размеров признаков с возрастом.

Для выявления межпопуляционных различий по комплексу признаков применяли канонический дискриминантный анализ (Тюрин, Щеголов, 2015), используя пошаговую процедуру отбора признаков. Этот метод позволяет выделить наиболее информативные признаки и их сочетания. Степень различий между выборками (их центроидами) рассчитывали на основе квадратов расстояния Махаланобиса (*MD*), значения которых являются в данном случае обобщенными морфологическими дистанциями. Достоверность обнаруженных различий оценивали при помощи лямбда-критерия Уилкса (λ) и *F*-критерия (*F*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение

Судя по литературным данным, северная граница распространения обыкновенной жабы на Европейском Севере России от окрестностей г. Архангельск (64°36' с.ш., 40°32' в.д.) проходит через с. Пинега (64°35' с.ш., 43°03' в.д.) и далее резко смещается к югу до г. Котлас. В пределах Республики Коми она прослеживалась по южным районам от г. Емва до устья р. Илыч и далее вдоль Урала идет на юг (Ануфриев, Бобрецов, 1996; Кузьмин, 2012).

Однако за последние два десятилетия на территории Северо-Востока европейской части России обнаружены новые находки этого вида, которые значительно меняют конфигурацию северной границы (рис. 1). Самые северные местоположения обитания жабы локализованы на р. Пёза (крупного правого притока р. Мезень). Здесь ее поселения отмечены в истоках этой реки, которая начинается от слияния рек Рочуги и Блудной (65°40' с.ш., 48°19' в.д.) и в среднем течении у дер. Езевец (65°42' с.ш., 46°30' в.д.). В первом случае во второй декаде августа 2009 г. в пойменном ивняке за 5 дней поймано 13 взрослых и молодых особей. Эти пункты находок вида являются самыми северными локалитетами в восточной части Европы. В западной части ареала обыкновенная жаба идет дальше на север: в Финляндии, например, она достигает 68° с.ш., а в Норвегии – 66° с.ш. (Roth et al., 2016). Климат здесь значительно мягче, чем на севере России. На Кольском полуострове она отмечена до 66° с.ш. (Макарова, Шкляревич, 1999).

В нижнем течении р. Мезень вид обнаружен у устья р. Ираса (64°59' с.ш., 46°05' в.д.). В среднем и верхнем течении Мезени серая жаба отсутствует. Она появляется только в верхнем течении р. Вашка, крупного левого притока Мезени. Здесь жаба обычна выше устья р. Чурум. От верховий Вашки граница распространения данного вида в восточном направлении пересекает р. Вымь в ее нижнем течении. Поселения *B. bufo* зафиксированы в верхнем и среднем течении р. Ропча (63°01' с.ш.), левого притока р. Вымь. Далее северная граница идет на нижнее течение р. Шугер (64°13' с.ш.) – правого притока р. Печора. Отсюда она резко поворачивает на юг на верхнее течение р. Илыч (Верхняя Ваджега) и, следуя вдоль Урала, пересекает реки Печору и Унью в их верхнем течении. В горах Северного Урала в пределах Республики Коми обыкновенная жаба не отмечена.

На формирование северной границы вида оказали влияние несколько факторов, среди которых важными являются глобальное изменение климата, значительная ландшафтная неоднородность территории, наличие обширной сети водотоков и высокая обводненность междуречий, способствовавших продвижению вида. Горы Северного Урала представляют барьер для расселения жабы. Отсутствие подходящих водоемов для размножения, быстрое течение рек – все это препятствует проникновению данного вида непосредственно в горы. Он также не отмечен в горах на севере Пермского края (Шепель и др., 2004).

Сложная конфигурация северной границы объясняется тем, что заселение территории региона *B. bufo* происходило в двух направлениях – с запада на восток и с юга на север. Этот процесс продолжается и в настоящее время. Появление вида в нижнем течении р. Мезень и на ее притоке р. Пёза способствовало миграции амфибий со стороны бассейна р. Пинега. В Пинежском заповеднике *B. bufo* является обычным видом (Рыков, Рыкова, 1988). Водораздел рек Пинега и Мезень сильно заболочен и прорезан речками, верховья которых находятся в непосредственной близости друг от друга. Следует отметить, что поселения данного вида на северном пределе ареала расположены очень локально.

Основное заселение обыкновенной жабой территории Северо-Востока европейской части России происходило с юга. В 40–50-е гг. XX в. она встречалась только в южных районах Республики Коми (Остроумов, 1949) – по рекам Сысола и Вычегда (с. Усть-Кулом). В район Усть-Кулома жабы могли попасть по р. Северная Кельтма с территории Пермского края. На верхней Печоре вид был довольно редким и локализован на небольшом от-

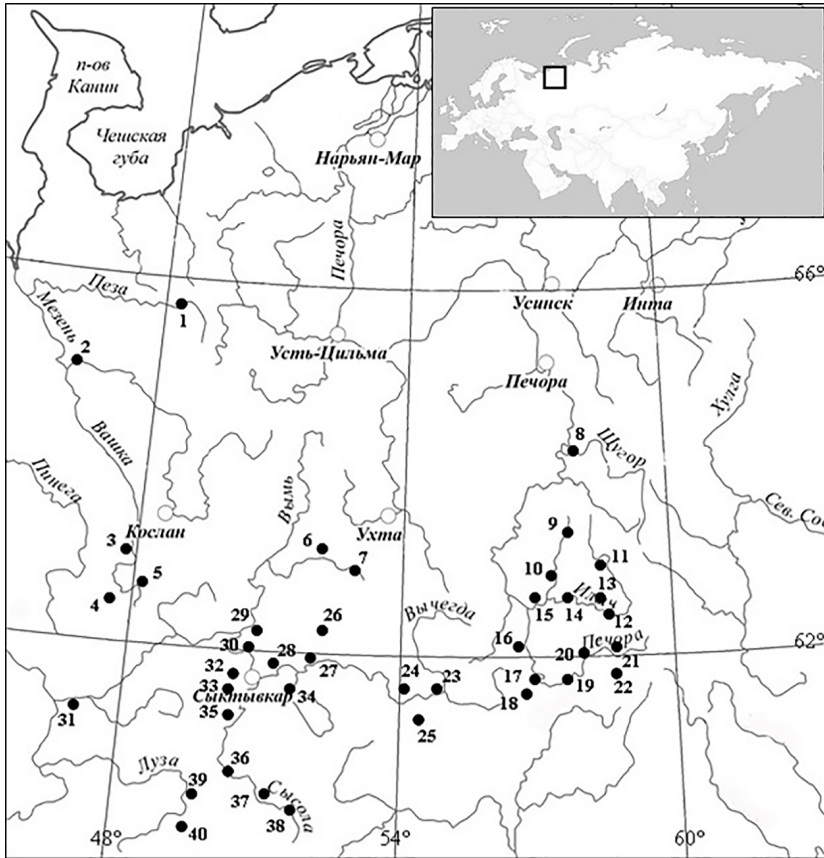


Рис. 1. Точки находок обыкновенной жабы, *Bufo bufo* на Северо-Востоке европейской части России: 1 – истоки р. Пеца, Архангельская область, Мезенский район (65°40'01"N, 48°19'13"E); 2 – устье р. Ираса, правый приток р. Мезень, Архангельская область, Лешуконский район (64°59'55"N, 46°05'58"E); Республика Коми, Удорский район: 3 – устье р. Чурум, левый приток р. Вашка (63°00'58"N, 47°52'57"E); 4 – р. Улыс-вож, верховья р. Вашка (62°26'41"N, 47°37'39"E); 5 – верховья р. Вашка (62°36'50"N, 47°53'43"E); Республика Коми Княжпогостский район: 6 – среднее течение р. Ропча (63°01'00"N, 52°18'46"E); 7 – оз. Белое (62°59'11"N, 52°26'07"E); Республика Коми, Вуктыльский район: 8 – низовья р. Шутер (64°13'11"N, 57°41'52"E); 9 – верховья р. Когель (63°12'56"N, 57°30'13"E); Республика Коми, Троицко-Печорский район: 10 – нижнее течение р. Когель (62°46'11"N, 57°16'28"E); 11 – Верхняя Ваджега, р. Илыч (63°01'48"N, 58°32'32"E); 12 – устье р. Шежимью, левый приток р. Илыч (62°25'51"N, 58°30'29"E); 13 – нижнее течение р. Изпыредью, правый приток р. Илыч

(62°37'12"N, 58°03'23"E); 14 – дер. Еремей, р. Илыч (62°37'77"N, 57°32'48"E); 15 – нижнее течение р. Илыч (62°33'44"N, 57°00'33"E); 16 – пос. Комсомольск-на-Печоре (62°08'54"N, 56°36'18"E); 17 – пос. Якша (62°49'24"N, 56°50'54"E); 18 – верхнее течение р. Березовка (61°28'46"N, 56°00'00"E); 19 – Каменный бор, верхнее течение р. Печора (61°49'11"N, 57°45'02"E); 20 – старица Полой, верховья р. Печора (61°57'30"N, 57°56'38"E); 21 – устье р. Гаревка, левый приток р. Печора (62°03'38"N, 58°28'24"E); 22 – верхнее течение р. Унья, урочище «База» (61°43'14"N, 58°24'45"E); Республика Коми, Усть-Куломский район: 23 – с. Усть-Нем (61°38'08"N, 54°54'59"E); 24 – оз. Кадамское (61°32'30"N, 54°00'18"E); 25 – р. Северная Кельтма, приток р. Вычегда (61°15'29"N, 54°26'09"E); Республика Коми, Корткеросский район: 26 – среднее течение р. Нившера (62°32'00"N, 52°52'59"E); 27 – окрестности с. Сторожевск (61°57'40"N, 52°22'55"E); 28 – оз. Юркаты, окрестности с. Маджа (61°51'35"N, 51°30'55"E); Республика Коми, Княжпогостский район: 29 – окрестности с. Ляли (62°17'21"N, 50°40'45"E) – Ануфриев, Бобрецов, 1996; Республика Коми, Сыктывдинский район: 30 – окрестности дер. Малая Слуда (62°00'25"N, 50°35'43"E); 31 – пос. Пырский, Котласский район, Архангельская область (61°14'41"N, 46°56'20"E); Республика Коми, Сыктывдинский район: 32 – р. Важъяль, левый приток р. Сысола (61°40'34"N, 50°39'26"E); 33 – р. Тылаю, левый приток р. Сысола (61°36'35"N, 50°33'02"E); Республика Коми, Корткеросский район: 34 – окрестности с. Позтыкерос, р. Локчим (61°33'59"N, 51°33'40"E); Республика Коми, Сыктывдинский район: 35 – старица р. Сысола (61°10'51"N, 50°32'33"E); 36 – окрестности с. Палауз, Республика Коми, Сысольский район (60°42'43"N, 50°17'28"E) – Ануфриев, Бобрецов, 1996; Республика Коми, Койгородский район: 37 – с. Койгородок (60°26'20"N, 51°01'56"E) – Ануфриев, Бобрецов, 1996; 38 – пос. Кажым (60°20'14"N, 51°33'13"E); Республика Коми, Прилузский район: 39 – с. Ношуль (60°08'46"N, 49°29'22"E); 40 – дер. Ловля (59°54'25"N, 49°23'24"E) – Ануфриев, Бобрецов, 1996; 41 – дер. Езевец, Архангельская область, Мезенский район (65°42'39"N, 46°30'37"E)

Fig. 1. Localities of *Bufo bufo* samples on North-East of European Russia: 1 – head of Peza river, Arkhangelsk region, Mezenski district (65°40'01"N, 48°19'13"E); 2 – mouth of Irassa river (right branch of Mezen river), Arkhangelsk region, Leshukonski district (64°59'55"N, 46°05'58"E); Komi Republic, Udorski district: 3 – mouth of Chooroom river, left branch of Vashka river (63°00'58"N, 47°52'57"E); 4 – Ulysvozh river, upper reach of Vashka river (62°26'41"N, 47°37'39"E); 5 – upper reach of Vashka river (62°36'50"N, 47°53'43"E); Komi Republic, Knyazhpogostski district: 6 – middle of Ropcha river (63°01'00"N, 52°18'46"E); 7 – Belaye Lake (62°59'11"N, 52°26'07"E); Komi Republic, Vuktylski district: 8 – lower reach of Shoooger river (64°13'11"N, 57°41'52"E); 9 – upper reach of Kogel river (63°12'56"N, 57°30'13"E); Komi Republic, Troitsko-Pechorski district: 10 – lower reach of Kogel river (62°46'11"N, 57°16'28"E); 11 – Verkhnyaya Vadzhega, Ilych river (63°01'48"N, 58°32'32"E); 12 – mouth of Shezhimyu – left branch of Ilych river (62°25'51"N, 58°30'29"E); 13 – lower reach of Izpyredyu – right branch of Ilych river (62°37'12"N, 58°03'23"E); 14 – Yeremey village, Ilych river (62°37'77"N,

резке реки (30 км) от дер. Волосница до дер. Ма-мыли (Теплова, 1957), куда он проник через реки Березовка и Волосница по старому каналу из соседнего региона.

В настоящее время обыкновенная жаба в Печорском бассейне стала обычным видом. Она встречается по р. Печора вниз до с. Усть-Ильч и ниже. Жаб отмечали в нижнем течении р. Щугер. Она проникла в предгорья Урала: по р. Печора до устья р. Елма, а по р. Ильч – до урочища Верхняя Ваджега, а также расселилась по рекам Палью, Когель, Изпыредью. На верхней Печоре *B. bufo* наблюдали по ее притокам Кедровка и Шайтановка. Таким образом, за последние 70 лет обыкновенная жаба по р. Печора расширила границы своего обитания более чем на 600 км.

Видимо, одна из причин изменений в распространении серой жабы в последние десятилетия на Северо-Востоке европейской части России связана с глобальным изменением климата. В регионе превышение среднего годового показателя температуры воздуха последних десятилетий по сравнению с базовым периодом составило 1.5 °C (Бобрецов и др., 2017). Известно, что размещение амфибий зависит от климата, поскольку существует тесная связь между температурой окружающей среды и температурой тела животных (Sunday et al., 2014). Поэтому любые изменения климатических параметров приводят к трансформации ареалов видов, а также могут влиять на способность видов к расселению (Araújo et al., 2006; Yiming et al., 2013). В условиях потепления площадь подходящих мест обитания, например, для травяной лягушки *Rana temporaria* на северной окраине ее ареала, значительно увеличивается (Blank et al., 2013). Изменение климата способствовало рас-

ширению ареала озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* на территории Русской равнины на север. С другой стороны, численность и ареал сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* постепенно сокращается (Ruchin et al., 2020).

Морфометрическая изменчивость

Внутрипопуляционная изменчивость. Практически по всем абсолютным значениям морфометрических признаков установлены статистически значимые различия ($p < 0.001$) между самцами и самками в разных локалитетах (табл. 1): самки имели более крупные размеры. Наши данные, таким образом, подтверждают существование полового диморфизма в размерах тела у данного вида (Лада, 2006; Cvetković et al., 2009; Kalayci et al., 2019). Однако по индексам пропорциональности самки и самцы повсеместно достоверно различались только по трем из семи признаков: $L./T.$, $L./L.c.$ и $L.c./Sp.n.$ Среди линейных индексов половые различия отмечены только по значению отношения длины голени к длине тела $T./L.$ в трех локалитетах из четырех.

Репродуктивное ядро *B. bufo*, как среди самцов, так и самок, составляют разновозрастные особи (Эпова, Куранова, 2019), которые характеризуются определенной длиной тела. Наиболее хорошо выражена корреляционная связь морфометрических признаков с длиной тела у жаб обоих полов на р. Печора и оз. Белое. В этих локалитетах отмечено максимальное число достоверных связей (11, 12 из 12). Наибольшие значения коэффициента корреляции характерны для относительной длины бедра $F./L.$ ($r = 0.73 - 0.91, p < 0.05$), относительной длины голени $F./T.$ ($r = 0.70 - 0.86, p < 0.05$), длины головы $L.c./L.$ ($r = 0.63 - 0.87, p < 0.05$) и шири-

57°32'48"E); 15 – lower reach of Ilych River (62°33'44"N, 57°00'33"E); 16 – Komsomolsk-na-Pechore urban village (62°08'54"N, 56°36'18"E); 17 – Yaksha village (62°49'24"N, 56°50'54"E); 18 – upper reach of Berezovka river (61°28'46"N, 56°00'00"E); 19 – Kamenny Bor, upper reach of Pechora river (61°49'11"N, 57°45'02"E); 20 – Poloy oxbow, upper reach of Pechora river (61°57'30"N, 57°56'38"E); 21 – mouth of Garevka river, left branch of Pechora river (62°03'38"N, 58°28'24"E); 22 – upper reach of Unya River, "Baza" locality (61°43'14"N, 58°24'45"E); Komi Republic, Ust'-Kulomski district: 23 – Ust'-Nem village (61°38'08"N, 54°54'59"E); 24 – Kadamskoye Lake (61°32'30"N, 54°00'18"E); 25 – Severnaya Keltma river, branch of Vychegda river (61°15'29"N, 54°26'09"E); Komi Republic, Kortkerosski District: 26 – middle of Nivshera River (62°32'00"N, 52°52'59"E); 27 – Storozhevsk village outskirts (61°57'40"N, 52°22'55"E); 28 – Yurkaty Lake, near Madzha village (61°51'35"N, 51°30'55"E); Komi Republic, Knyazhpogostski district: 29 – Lyalee village outskirts (62°17'21"N, 50°40'45"E) – Anufriev, Bobretsov, 1996; Komi Republic, Syktyvdinski district: 30 – Malaya Slooda village outskirts (62°00'25"N, 50°35'43"E); 31 – Pyski village, Arkhangelsk region, Kotlasski district (61°14'41"N, 46°56'20"E); Komi Republic, Syktyvdinski district: 32 – Vazhyolyu river, left branch of Sysola River (61°40'34"N, 50°39'26"E); 33 – Tylayu River, left branch of Sysola river (61°36'35"N, 50°33'02"E); Komi Republic, Kortkerosski district: 34 – Poztykeros village outskirts, Lokchim river (61°33'59"N, 51°33'40"E); Komi Republic, Syktyvdinski district: 35 – Sysola river oxbow (61°10'51"N, 50°32'33"E); 36 – Palauz village outskirts, Komi Republic, Sysolski district (60°42'43"N, 50°17'28"E) – Anufriev, Bobretsov, 1996; Komi Republic, Koygorodski District: 37 – Koygorodok village (60°26'20"N, 51°01'56"E) – Anufriev, Bobretsov, 1996; 38 – Kazhym village (60°20'14"N, 51°33'13"E); Komi Republic, Priluzski district: 39 – Noshul' village (60°08'46"N, 49°29'22"); 40 – Lovlya village (59°54'25"N, 49°23'24"E) – Anufriev, Bobretsov, 1996; 41 – Yezevets village, Arkhangelsk region Mezenski district (65°42'39"N, 46°30'37"E)

Таблица 1. Абсолютные (мм) и относительные средние значения морфометрических признаков у *Bufo bufo* разных локалитетов Северо-Востока европейской части России**Table 1.** Absolute (mm) and relative means of *Bufo bufo* morphometric indices in several localities of North-Eastern European Russia

Признак / Characteristic	Печора / Pechora		Озеро Белое / Beloye Lake		Локчим / Lokchim		Сысола / Sysola	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
<i>L.</i>	65.95	82.15	66.00	76.33	73.78	91.13	75.84	86.57
<i>F.</i>	26.33	31.90	26.87	29.38	29.38	35.59	29.01	32.14
<i>T.</i>	25.11	28.42	24.67	26.76	27.65	31.88	28.22	29.85
<i>L.c.</i>	17.97	20.89	18.21	20.49	19.59	23.15	20.07	22.28
<i>Lt.c.</i>	22.69	28.61	22.45	25.97	24.21	30.74	24.92	29.60
<i>D.r.o.</i>	8.31	10.22	7.62	9.08	7.82	9.17	7.74	8.66
<i>Sp.c.r.</i>	7.40	10.23	7.60	9.20	7.91	9.85	8.05	9.70
<i>D.n.o.</i>	4.46	5.80	4.22	5.33	4.12	4.79	4.18	4.73
<i>L.o.</i>	6.07	6.50	6.14	7.26	6.03	7.00	6.04	6.45
<i>Lt.p.</i>	5.31	6.85	5.04	6.38	5.07	6.62	5.58	6.03
<i>Sp.n.</i>	4.60	5.87	4.45	5.30	4.46	5.57	4.43	5.19
<i>L.tum.</i>	3.22	4.09	3.54	4.25	3.62	4.35	3.69	4.37
<i>C.int.</i>	3.21	4.20	3.60	3.91	4.57	5.06	4.26	4.88
<i>L./F.</i>	2.50	2.59	2.46	2.61	2.52	2.57	2.63	2.71
<i>L./T.</i>	2.63	2.89	2.68	2.85	2.67	2.86	2.69	2.90
<i>F./T.</i>	1.05	1.12	1.09	1.10	1.06	1.12	1.03	1.08
<i>L./L.c.</i>	3.67	3.93	3.63	3.73	3.77	3.94	3.78	3.89
<i>L.c./Lt.c.</i>	0.79	0.73	0.81	0.79	0.81	0.76	0.81	0.75
<i>L.c./D.r.o.</i>	2.18	2.06	2.40	2.27	2.51	2.54	2.61	2.59
<i>L.c./Sp.n.</i>	3.95	3.58	4.11	3.87	4.43	4.20	4.57	4.37
<i>F./L.</i>	0.399	0.387	0.407	0.385	0.399	0.392	0.383	0.372
<i>T./L.</i>	0.381	0.346	0.374	0.351	0.375	0.350	0.372	0.345
<i>L.c./L.</i>	0.273	0.255	0.276	0.268	0.266	0.255	0.265	0.258
<i>Lt.c./L.</i>	0.344	0.349	0.340	0.337	0.328	0.338	0.329	0.342
<i>D.r.o./L.</i>	0.126	0.124	0.116	0.119	0.106	0.101	0.102	0.100
<i>Sp.c.r./L.</i>	0.109	0.124	0.115	0.120	0.107	0.108	0.107	0.112
<i>D.n.o./L.</i>	0.067	0.070	0.064	0.070	0.056	0.053	0.055	0.055
<i>L.o./L.</i>	0.092	0.079	0.093	0.095	0.082	0.077	0.080	0.075
<i>Lt.p./L.</i>	0.081	0.083	0.076	0.084	0.069	0.073	0.074	0.070
<i>Sp.n./L.</i>	0.070	0.072	0.068	0.069	0.060	0.061	0.059	0.060
<i>L.tum./L.</i>	0.047	0.050	0.054	0.056	0.049	0.048	0.049	0.050
<i>C.int./L.</i>	0.049	0.051	0.055	0.051	0.062	0.056	0.056	0.056
<i>N</i>	87	40	114	8	64	55	50	22

Примечание. Условные обозначения признаков приведены в тексте; жирным шрифтом отмечены достоверные различия ($p < 0.05$) между полами.

Note. Reference designations of the indices are given in the text; significant differences ($p < 0.05$) between sexes are marked in bold.

ны головы *Lt.c./L.* ($r = 0.73 - 0.86, p < 0.05$). В других локалитетах число значимых корреляционных связей между признаками и длиной тела уменьшается до 4 – 7. Сила связи при этом ослабевает: значения коэффициента корреляции редко превышают 0.60. Исключение составляет лишь ширина головы *Lt.c.* у самцов, обитающих на р. Локчим ($r = 0.73, p < 0.05$) и р. Сысола ($r = 0.73, p < 0.05$).

Межпопуляционная изменчивость. Дискриминация по комплексу абсолютных значений морфометрических признаков между четырьмя популяциями обыкновенной жабы осуществлялась от-

дельно для разных полов. Различия оказались достоверными как для самцов (критерий λ -Уилкса = 0.105, $F = 24.92, p < 0.001$), так и для самок ($\lambda = 0.083, F = 10.56, p < 0.001$). Уровень таких различий оценивался с помощью квадрата расстояния Махаланобиса (MD) (табл. 2). Его значения максимальны между жабами двух групп локалитетов – р. Печора и оз. Белое, с одной стороны, и рек Локчим и Сысола, с другой стороны. Внутри этих групп уровень различий был минимальным. Дистанция между разными выборками самцов достоверно и положительно коррелирует с географическим рас-

Таблица 2. Количественная оценка различий по совокупности мерных признаков обыкновенной жабы *Bufo bufo* из разных локалитетов Северо-Востока европейской части России**Table 2.** Quantitative estimation of differences of *Bufo bufo* morphometric indices in several localities of North-Eastern European Russia

Локалитет / Locality	Печора / Pechora	Озеро Белое / Belaye Lake	Локчим / Lokchim	Сысола / Sysola
Печора / Pechora		4.67	20.42	23.55
Озеро Белое / Belaye Lake	9.15		11.78	17.35
Локчим / Lokchim	21.94	29.80		3.19
Сысола / Sysola	17.69	24.44	2.98	

Примечание. Значения расстояния Махаланобиса (*MD*) между самцами – выше диагонали, между самками – ниже диагонали.

Note. Values of Mahalanobis' Distance (*MD*) between males are above the diagonal; those between females are below the diagonal.

стоянием ($r = 0.83, p < 0.05$): чем дальше удалены выборки друг от друга, тем больше между ними морфометрические дистанции и наоборот. Однако в группе самок из разных локалитетов подобная связь отсутствует ($r = 0.03, p > 0.05$).

Закономерности различий между популяциями серой жабы хорошо демонстрирует их положение в пространстве дискриминантных осей (функций). Они представляют собой обобщенные комбинации переменных. Наибольшей информативностью обладают две первые оси, на которые у самцов приходится 96.4%, а у самок – 94.2% всей изменчивости. У самцов по первой дискриминантной оси произошло обособление четырех выборок на две группы (рис. 2, *a*). Одну группу составили особи *B. bufo* из локалитетов р. Печора и оз. Белое, занимающие самое восточное и север-

ное географическое положение. Другую группу сформировали особи *B. bufo* из локалитетов рек Локчим и Сысола, расположенных на юго-западе региона недалеко друг от друга. Наибольший вклад (определяли по максимальным значениям стандартизованных коэффициентов) в расхождение выборок по первой оси внесла длина тела *L.*, по второй оси – длина бедра *F.* и длина голени *T.*

Сходное положение в пространстве первых двух дискриминантных осей имели выборки самок (рис. 2, *b*). По первой оси произошло их разделение на две аналогичные группы, представленные, с одной стороны, локалитетами р. Печора и оз. Белое, с другой – локалитетами рек Локчим и Сысола. Однако значимый вклад в их различение внесли такие признаки, как длина рыла *D.r.o.*, расстояние от ноздри до переднего края глаза *D.n.o.*, в

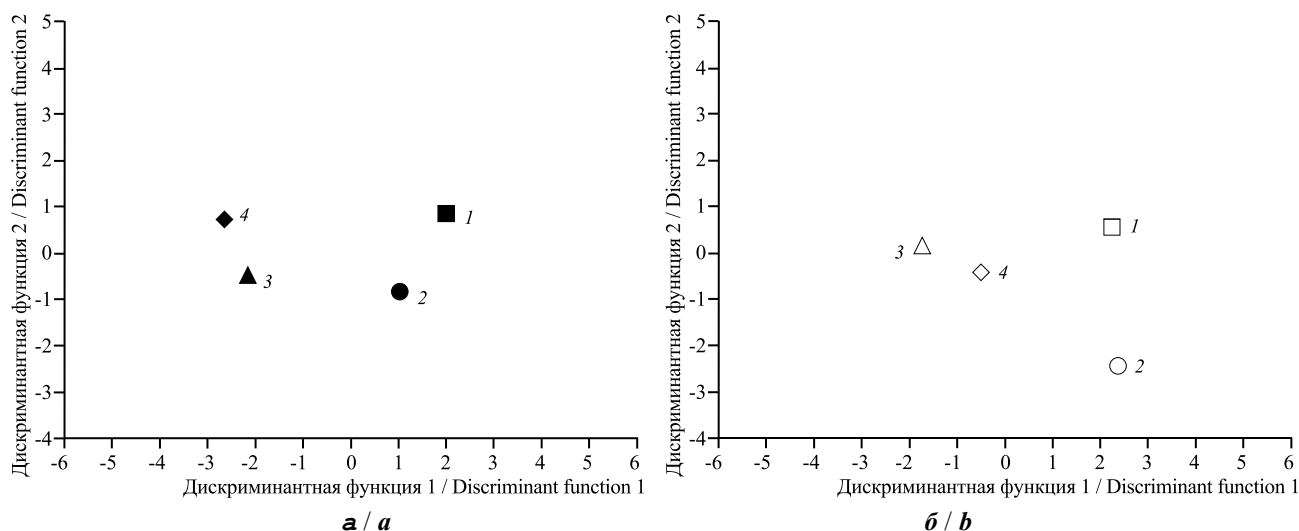


Рис. 2. Положение центров выборок самцов (*a*) и самок (*b*) географически удаленных популяций *Bufo bufo* в пространстве 1-й и 2-й дискриминантных функций, вычисленных по абсолютным значениям 13 морфометрических признаков: 1 – р. Печора, 2 – озеро Белое, 3 – р. Локчим, 4 – р. Сысола

Fig. 2. Location of the centroids of *Bufo bufo* male (*a*) and female (*b*) samples from their distant populations in the space of the 1st and 2nd discriminant functions calculated from the absolute values of 13 morphometric indices: 1 – Pechora river, 2 – Belaye Lake, 3 – Lokchim river, 4 – Sysola river

меньшей степени – длина тела L . По второй дискриминантной оси выборки дифференцировались в основном по ширине головы $L.t.c$. При этом следует отметить, что максимальное расхождение по морфометрическим признакам наблюдалось между особями р. Печора и оз. Белое.

Таким образом, восточные и северные районы Северо-Востока европейской части России населяют более мелкие по своим размерам самцы обыкновенной жабы. Их значения мерных признаков между локалитетами очень близки и различия статистически незначимы. Лишь длина рыла $D.r.o.$ у печорских жаб достоверно больше ($t = 5.75, p < 0.001$) по сравнению с особями из оз. Белое. На юго-западе региона самцы имеют более крупные размеры тела. Особи из рек Локчим, Сысола статистически значимо ($p < 0.001$) различаются по таким признакам, как длина тела $L.$, длина бедра $F.$, длина голени $T.$, длина $L.c.$ и ширина $L.t.c.$ головы, от жаб северных и восточных локалитетов. Также у них достоверно ($p < 0.001$) больше значения индексов $L./L.c.$, $L.c./D.r.o.$ и $L.c./Sp.n.$ У самок направление морфометрической изменчивости в целом сходно с изменениями признаков у самцов. Абсолютные размеры длины тела $L.$, длины бедра $F.$, длины голени $T.$, длины $L.c.$ и ширины $L.t.c.$ головы, а также длина внутреннего пяточного бугра $C.int.$ увеличиваются в направлении с северо-востока на юго-запад. У самок из локалитетов рек Локчим и Сысола достоверно ($p < 0.001$) больше значения индексов $L.c./D.r.o.$ и $L.c./Sp.n.$

Размеры тела у обыкновенной жабы значительно варьируют в пределах географического ареала. Средняя длина тела $L.$ самцов в Калужской области составляет 68.4 мм, самок – 84.1 мм (Корзиков, 2016), в Чувашии – 75.4 и 98.4 мм соответственно (Рыжов, Яковлев, 2009), в Нижегородской области – 70.7 и 91.9 мм (Пестов и др., 2001), в окрестностях Перми – 68.2 и 84.8 мм (Голубчикова и др., 2019). В Мурманской области этот показатель изменяется от 63 до 75 мм, а длина самок не превышает 90 мм (Макарова, Шкляревич, 1999). В этом отношении особи с севера (оз. Белое) и востока (р. Печора) Республики Коми мельче, чем в других регионах. Однако юго-западные группировки серой жабы (реки Локчим, Сысола) по своим размерам не уступают особям из южных популяций данного вида. Исключением являются самцы из Среднего Поволжья, у которых длина тела $L.$ составляет 91.3 мм (Файзулин, 2016). В Западной Европе средние значения этого показателя в разных регионах колебались от 52.9 до 70.4 мм, а самок – от 64.8 до 96.3 мм (Kalayci et al., 2019).

Анализируя географическую изменчивость обыкновенной жабы на Русской равнине, Г. А. Ла-

да (2012) отмечал, что размерные признаки географически близких популяций, как правило, более сходны между собой, чем у жаб из разных регионов. Известно, что у амфибий средние размеры в пределах их ареалов в направлении с юга на север часто изменяются ненаправленно (Adams, Church, 2008; Slavenko, Meiri, 2015). Так, у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Скандинавии на широтном градиенте протяженностью 1600 км средний размер тела животных увеличивался с юга до 65° с.ш., но затем заметно снизился (Laugen et al., 2005). В Европе вдоль широтного градиента в 2240 км длина тела у обыкновенной жабы уменьшалась по мере увеличения широты и увеличивалась с повышением температуры воздуха (Cvetkovic et al., 2009).

Нелинейность в изменении размеров тела амфибий в зависимости от широты объясняется не только климатическими условиями, но и совокупным влиянием других экологических и демографических факторов (Hjernquist et al., 2012; Leung et al., 2021). Большой вклад в межпопуляционную изменчивость длины тела вносят различия в возрастном составе популяций (Ищенко, 1999; Morgison, Hero, 2003), которые имеют географические и межпопуляционные особенности (Ищенко, 2008; Ляпков и др., 2012). Разные возрастные группы амфибий, в том числе и у серой жабы, принимающих участие в размножении, отличаются по длине тела (Эпова, Куранова, 2019). Причиной географических различий размерно-возрастного состава половозрелых особей являются и неодинаковые темпы роста и полового созревания, а также продолжительность сезона активности (Ляпков и др., 2008). Вследствие ограничения длительностью сезона активности в северном направлении, средние значения возраста взрослых особей увеличиваются, поскольку первое размножение происходит в более позднем возрасте. По той же причине происходит замедление темпов роста лягушек (Ляпков и др., 2009). Различия в продолжительности сезона активности у обыкновенной жабы между северо-восточными и юго-западными локалитетами на Северо-Востоке европейской части России составляют две недели. Довольно часто на р. Печора в холодные годы завершение метаморфоза у этого вида происходит во второй – третьей декаде августа и даже в сентябре. В этом случае молодые особи сразу после его завершения не имеют возможности для роста и сразу уходят на зимовку. Сильное ограничение роста приводит к низким средним значениям длины тела взрослых особей (Ляпков, 2019). К тому же для достижения размеров, необходимых для полового созревания в условиях короткого вегетационного

периода, требуется большее количество лет. Немалую роль в межпопуляционной изменчивости морфометрических признаков у амфибий играют также ландшафтные условия территории (Косова и др., 1992).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Северная граница ареала обыкновенной жабы на территории Северо-Востока европейской части России имеет непростую конфигурацию. На западе региона самые северные поселения вида отмечены на широте 65°40', в центральной части – на широте 63°01'. На востоке граница вновь смещается на север до 64°13', а затем вдоль Уральского хребта идет на юг. За последние 70 лет произошли значительные изменения в распространении данного вида. Если в 50-е гг. XX в. обыкновенная жаба обитала на р. Печора на протяжении 30 – 40 км, то в настоящее время она встречается более чем на 600 км. Одной из причин такой экспансии стало увеличение численности вида и его активное расселение в условиях глобального изменения климата.

Во всех исследованных популяциях обыкновенной жабы отмечены достоверные половые различия по размерам: самки значительно крупнее самцов. Дискриминантный анализ по совокупности морфометрических признаков, проведенный отдельно для каждого пола, выявил общую для них закономерность. Восточные и северные районы Северо-Востока европейской части России по сравнению с юго-западными населяют более мелкие по своим размерам жабы. Наибольший вклад в различия у самцов вносят такие признаки, как длина тела $L.$, длина бедра $F.$, длина голени $T.$, длина $L.c.$ и ширина $Lt.c.$ головы. Среди индексов достоверные различия обнаружены по $L./L.c.$, $L.c./D.r.o.$ и $L.c./Sp.n.$ У самок направление морфометрической изменчивости в целом сходно с изменениями признаков у самцов. Кроме перечисленных выше признаков, в юго-западном направлении выявлено также увеличение значения длины внутреннего пяточного бугра $C.int.$ Различия в размерах морфометрических признаков у жаб между локалитетами обусловлены комплексом разных факторов, среди которых большую роль играют продолжительность активного периода, темпы роста, влияющие на возрастной состав, и температура среды.

Благодарности

Авторы искренне благодарят за помощь в сборе материала А. Н. Королёва, Н. И. Филиппова и А. И. Екимова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. 1996. Амфибии и рептилии. СПб. : Наука. 136 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии; Т. 4).
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 415 с.
- Бобрецов А. В., Тертица Т. К., Теплова В. П. 2017. Влияние изменения климата на фенологию растений и животных юго-восточной части Республики Коми (Печоро-Илычский биосферный заповедник) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 28, № 4. С. 74 – 93. <https://doi.org/10.21513/0207-2564-2017-4-74-93>
- Голубчикова А., Литвинов Н. А., Ганищук С. В. 2019. К биологии обыкновенной жабы в черте г. Перми // Вестник Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета. Серия № 2. Физико-математические и естественные науки. Вып. 1. С. 46 – 51. <https://doi.org/10.24411/2308-720X-2019-10007>
- Ищенко В. Г. 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 64 с.
- Корзиков В. А. 2016. Фауна и экология амфибий северо-запада Верхнего Поочья : дис. ... канд. биол. наук. Калуга. 268 с.
- Косова Л. В., Пикулик М. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. 1992. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси // Зоологический журнал. Т. 71, № 4. С. 34 – 44.
- Кузьмин С. Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 370 с.
- Лада Г. А. 2006. Географическая изменчивость серой жабы, *Bufo bufo bufo* (Linnaeus, 1758) на территории Русской равнины // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. Т. 11, вып. 2. С. 131 – 148.
- Лада Г. А. 2012. Бесхвостые земноводные (Anura) русской равнины : изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань. 47 с.
- Ляпков С. М. 2012. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки : формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. Т. 1, № 2. С. 22 – 44.
- Ляпков С. М. 2019. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (*Rana temporaria*) из популяций с экстремально коротким сезоном активности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 94 – 101. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-10>
- Ляпков С. М., Волонцевич Р. В., Куранова В. Н. 2012. Половые различия и географическая

изменчивость морфологических признаков остромордой лягушки // Вопросы герпетологии : материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 172 – 177.

Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Корзун Е. В., Новицкий Р. В. 2009. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 103 – 121.

Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журнал общей биологии. Т. 69, № 1. С. 25 – 43.

Макарова О. А., Шкляревич Ф. Н. 1999. Амфибии и рептилии Мурманской области. Мурманск : Научно-издательский центр «Пазори». 136 с.

Остроумов Н. А. 1949. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. Сыктывкар : Коми госиздат. 240 с.

Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунов Д. П., Бакка С. В., Лебединский А. А., Турутина Л. В. 2001. Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру. Н. Новгород : Экоцентр «Дронт». 178 с.

Ручин А. Б., Рыжов М. К. 2006. Амфибии и рептилии Мордовии : видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск : Изд-во Мордовского университета. 161 с.

Рыжов М. К., Яковлев А. А. 2009. Морфологическая характеристика серой жабы *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) с территории национального парка «Чеваш вармане» // Научные труды Национального парка «Чаваш вармане» (Чебоксары). Т. 3. С. 100 – 101.

Рыков А. М., Рыкова С. Ю. 1988. Позвоночные животные Пинежского заповедника : аннотированный список видов // Флора и фауна заповедников. Вып. 16. М. 27 с.

Теплова Е. Н. 1957. Амфибии и рептилии Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Сыктывкар. Вып. 6. С. 116 – 129.

Тюрин В. В., Щеглов С. Н. 2015. Дискриминантный анализ в биологии. Краснодар : Кубанский государственный университет. 126 с.

Файзулин А. И. 2016. Морфометрическая характеристика серой жабы *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 25, № 2. С. 192 – 195.

Шепель А. И., Зиновьев Е. А., Фишер С. В., Казаков В. П. 2004. Животный мир Вишерского края : позвоночные животные. Пермь : Книжный мир. 208 с.

Эпова Л. А., Куранова В. Н. 2019. Некоторые аспекты демографической структуры популяций обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) Кузнецкого Алатау в градиенте высотной зональности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион.

Естественные науки. № 1 (25). С. 181 – 197. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-18>

Adams D. C., Church J. O. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule // *Evolution* Vol. 62, № 2. P. 413 – 420. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00297.x>

Araújo M. B., Thuiller W., Pearson R. G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe // *Journal of Biogeography*. Vol. 33, iss. 10. P. 1712 – 1728. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x>

Ashton K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 80, iss. 4. P. 708 – 716.

Blank L., Luoto M., Merilä J. 2013. Potential effects of climate change on the distribution of the common frog *Rana temporaria* at its northern range margin // *Israel Journal of Ecology and Evolution*. Vol. 59, iss. 3. P. 130 – 140. <https://doi.org/10.1080/15659801.2014.888825>

Buckley L. B., Walter J. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness // *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. Vol. 274, iss. 1614. P. 1167 – 1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>

Cvetković D., Tomasović N., Ficetola G. F., Crnobrnja-Isailović J., Miaud C. 2009. Bergmann's rule in amphibians : Combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. Vol. 47, iss. 2. P. 171 – 180. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.032>

Hjernquist M. B., Söderman F., Jönsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J. 2012. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate // *Oecologia*. Vol. 170, iss. 3. P. 641 – 649. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2338-4>

Kalayci T. E., Gül S., Dursun C., Karaoğlu H., Özdemir N. 2019. Age structure and body size variation in common toad (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) from three different altitudes in Turkey // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 50, iss. 4. P. 397 – 403. <https://doi.org/10.1134/S106741361904009X>

Laugen A. T., Laurilla A., Jönsson K. I., Söderman F., Merilä J. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 7, iss. 5. P. 717 – 731.

Leung K. W., Yang S., Wang X., Tang K., Hu J. 2021. Ecogeographical adaptation revisited : Morphological variations in the plateau brown frog along an elevation gradient on the Qinghai-Tibetan Plateau // *Biology*. Vol. 10, № 11. Article number 1081. <https://doi.org/10.3390/biology10111081>

Morrison C., Hero J.-M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians : A review // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 72, iss. 2. P. 270 – 279.

Olalla-Tárraga M. Á., Rodríguez M. Á. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America : Anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse // *Global Ecology*

and Biogeography. Vol. 16, iss. 5. P. 606 – 617. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00309.x>

Roth S., Dolmen D., Nes K., Olsen O., Wangen G., Scheidt U. 2016. Large populations of the common toad *Bufo bufo* in Norway // Herpetology Notes. Vol. 9. P. 325 – 330.

Ruchin A., Artaev O., Sharapova E., Ermakov O., Ivanov A., Zamaletdinov R., Korzikov V., Bashinsky I., Pavlov A., Svinin A. O., Tabachishin V., Klenina A., Ganshchuk S., Litvinov N., Chetanov N., Vlasov A., Vlasova O. 2020. Occurrence of the amphibians in the Volga, Don River basins and adjacent territories (Russia) : Research in 1996–2020 // Biodiversity Data Journal. Vol. 8. P. 1 – 11. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.E61378>

Sinsch U., Marangoni F., Oromi N., Leskovar C., Sanuy D., Tejedo M. 2010. Proximate mechanisms determining size variability in natterjack toads // Journal of

Zoology. Vol. 281, iss. 4. P. 272 – 281. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00702.x>

Slavenko A., Meiri S. 2015. Mean body sizes of amphibian species are poorly predicted by climate // Journal of Biogeography. Vol. 42, iss. 7. P. 1246 – 1254. <https://doi.org/10.1111/jbi.12516>

Sunday J. M., Bates A. E., Kearney M. R., Colwell R. K., Dulvy N. K., Longino J. T., Huey R. B. 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation // Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol. 111, № 15. P. 5610 – 5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>

Yiming L. I., Cohen J. M., Rohr J. R. 2013. Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians // Integrative Zoology. Vol. 8, №. 2. P. 145 – 161. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12001>

**Distribution and morphometric features
of the common toad *Bufo bufo* L. (Bufonidae, Amphibia)
in the North-East of the European part of Russia**

A. V. Bobretsov^{1, 2✉}, N. M. Bykhovets², S. K. Kochanov², A. N. Petrov²

¹ Pechoro-Ilych State Nature Reserve
Yaksha 169436, Russia

² Institute of Biology Komi Science Centre Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar 167982, Russia

Article info

Original Article

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-3-16>

Received 20 December 2021,
revised 26 January 2022,
accepted 11 February 2022

Abstract. The distribution and morphometric features of the common toad (*Bufo bufo*) in the North-East of European Russia are discussed. The northern boundary of the species' range in the region has a complex configuration. In the west and central part of the region, the toad is found up to latitude 65°42'N and 63°01'N, respectively, the eastern border of its habitat moves northwards up to 64°13' and then drops to the south along the Ural Mountain Ridge. The formation of the modern range of the species in the region was influenced by an extensive network of watercourses and global climate changes. For the last 70 years, toads have distributed along the Pechora River at a distance of more than 600 km. The morphometric variability of the common toad was estimated by 13 linear criteria and 7 indices on the example of four localities in the Komi Republic (Pechora, Beloye Lake, Lokchim Lake, and Sysola Lake). Significant sexual differences were found by most criteria: their values in females are higher than in males. Toads of both sexes inhabiting the eastern and northern localities (Pechora, Lake Beloye) are smaller in size than animals from the southwestern parts of the region (Lokchim Lake, Sysola Lake). Discriminant analysis showed that maximal differences between samples were registered on the body length *L*., femur length *F*., tibia length *T*., head length *L*c., and head latitude *L*t.c.

Keywords: Bufonidae, habitat dynamics, geographical and intrapopulation variability, morphological features and indices

Acknowledgements: The investigation was proved in the Institute of Biology of Komi Science Center (Russian Academy of Science, Ural Division) in frames of state plan on the theme "Faunal diversity and spacial and ecological structure of animal communities in the North-East of European Russia and adjacent areas in the context of environmental changes and development" (State Registration Number 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14).

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

For citation: Bobretsov A. V., Bykhovets N. M., Kochanov S. K., Petrov A. N. Distribution and morphometric features of the common toad *Bufo bufo* L. (Bufonidae, Amphibia) in the North-East of the European part of Russia. *Current Studies in Herpetology*, 2022, vol. 22, iss. 1–2, pp. 3–16 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-3-16>

REFERENCES

Anufriev V. M., Bobretsov A. V. *Amphibians and Reptiles*. Saint Petersburg, Nauka Publ., 1996, vol. 4. 130 p. (Fauna of the European North-East of Russia; vol. 4) (in Russian).

Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemno-vodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [A Guide of Amphibians and Reptiles of Fauna of USSR]. Moscow, Prosveshchenie Publ., 1977. 415 p. (in Russian).

Bobretsov A. V., Tertitsa T. K., Teplova V. P. The impact of climate change on the phenology of plants and animals of the South-Eastern part of the Komi Republic (the Pechora-Ilych Biosphere Reserve). *Environmental Mo-*

nitaring and Ecosystem Modelling, 2017, vol. 28, no. 4, pp. 74–93 (in Russian). <https://doi.org/10.21513/0207-2564-2017-4-74-93>

Golubchikova A., Litvinov N. A., Ganschuk S. V. To the biology of common toad in the city of Perm. *Bulletin of the Perm State Humanitarian Pedagogical University, Ser. no. 2. Physical, Mathematical and Natural Sciences*, 2019, no. 1, pp. 46–51 (in Russian).

Ishchenko V. G. *Population Ecology of Brown Frogs of the Fauna of Russia and Adjacent Territories*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 1999. 64 p. (in Russian).

Korzhikov V. A. *Fauna and Ecology of Amphibians of the North-West of the Upper Pooch*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Kaluga, 2016. 268 p. (in Russian).

✉ Corresponding author. Pechoro-Ilych State Nature Reserve, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Anatoly V. Bobretsov: <https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>, avbobr@mail.ru; Natalia M. Bykhovets: bykhovets.n@ib.komisc.ru; Sergey K. Kochanov: <https://orcid.org/0000-0002-5810-6452>, kochanov@ib.komisc.ru; Anatoly N. Petrov: tpetrov@ib.komisc.ru.

- Kosova L. V., Pikulik M. M., Efimov V. M., Galaktionov Yu. K. Intraspecific variability of morphological features of the sharp-faced frog *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) of Belarus. *Zoologicheskii zhurnal*, 1992, vol. 71, no. 4, pp. 34–44 (in Russian).
- Kuzmin S. L. *Amphibians of the Former USSR*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2012. 370 p. (in Russian).
- Lada G. A. Geographical variability of the grey toad, *Bufo bufo bufo* (Linnaeus, 1758) on the territory of the Russian Plain. *Bulletin of the Tambov University. Natural and Technical Sciences series*, 2006, vol. 11, no. 2, pp. 131–148 (in Russian).
- Lada G. A. *Tailless Amphibians (Anura) of the Russian Plain: Variability, Speciation, Habitats, Conservation Problems*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Kazan, 2012. 47 p. (in Russian).
- Lyapkov S. M. Geographical variability and sex differences in body length and age composition in grass frog: formation and patterns of manifestation. *Principles of Ecology*, 2012, vol. 1, no. 2, pp. 22–44 (in Russian).
- Lyapkov S. M. Age composition and growth characteristics of *Rana temporaria* from populations with extremely short activity season. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2019, no. 1 (25), pp. 94–101 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-10>
- Lyapkov S. M., Volontsevich R. V., Kuranova V. N. Twwithin-population and geographical variation of body length and morphological characters in *Rana arvalis*. *The Problems of Herpetology: Proceedings of the 5th Congress of the Alexander M. Nikolsky Herpetological Society*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2012, pp. 172–177 (in Russian).
- Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Serbinova I. A., Korsun E. V., Novitsky R. V. Formation of countergradient and cogradient variation in life-history traits of brown frogs. *Current Studies in Herpetology*, 2009, vol. 9, iss. 3–4, pp. 103–112 (in Russian).
- Lyapkov S. M., Cherdantsev V. G., Cherdantseva E. M. Geographic variation as a result of evolution of the traits with broad and narrow norms of reaction in the moor frog (*Rana arvalis*). *Zhurnal obshchei biologii*, 2008, vol. 69, no. 1, pp. 25–43 (in Russian).
- Makarova O. A., Shklyarevich F. N. *Amfibii i reptilii Murmanskoy oblasti* [Amphibians and Reptiles of the Murmansk Region]. Murmansk, Nauchno-izdatel'skii tsentr "Pazori", 1999. 136 p. (in Russian).
- Ostroumov N. A. *Zhivotnyj mir Komi ASSR. Pozvonochnye* [The animal world of the Komi ASSR. Vertebrates]. Syktyvkar, Komi gosizdat, 1949, 240 p. (in Russian).
- Pestov M. V., Mannapova E. I., Ushakov V. A., Katunov D. P., Bakka S. V., Lebedinsky A. A., Turutina L. V. *Amphibians and Reptiles of the Nizhny Novgorod Region. Materials for the Inventory*. Nizhny Novgorod, Ecocenter "Dront" Publ., 2001. 178 p. (in Russian).
- Ruchin A. B., Ryzhov M. K. *Amfibii i reptilii Mordovii: vidovoe raznoobrazie, rasprostranenie, chislennost'* [Amphibians and Reptiles of Mordovia: Species Diversity, Distribution, Abundance]. Saransk, Izdatel'stvo Mordovskogo universiteta, 2006. 161 p. (in Russian).
- Ryzhov M. K., Yakovlev A. A. Morphological characteristics of the gray toad *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from the territory of the National Park "Chevash warmane". *Scientific Works of the National Park "Chevash warmane" (Cheboksary)*, 2009, vol. 3, pp. 100–101 (in Russian).
- Rykov A. M., Rykova S. Yu. Vertebrates of the Pinezhsky Nature Reserve: An annotated list of species. *Flora and Fauna of Nature Reserves*, 1988, vol. 16, pp. 1–27 p. (in Russian).
- Teplova E. N. Amphibians and reptiles of the Pechora-Ilych Reserve. *Proceedings of the Pechora-Ilych State Nature Reserve* (Syktyvkar), 1957, vol. 6, pp. 116–129 (in Russian).
- Tyurin V. V., Shcheglov S. N. *Diskriminantnyj analiz v biologii* [Discriminant Analysis in Biology]. Krasnodar, Kuban State University Publ., 2015. 126 p. (in Russian).
- Fayzulin A. I. Morphometric characteristics of the gray toad *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) Middle Volga region. *Samara Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2016, vol. 25, no. 2, pp. 192–195 (in Russian).
- Shepel A. I., Zinoviev E. A., Fischer S. V., Kazakov V. P. 2004. *Zhivotnyj mir Visherskogo kraya: pozvonochnye zhivotnye* [The Animal World of the Vishersky Region: Vertebrates]. Perm, Knizhnyi mir Publ., 2004. 208 p. (in Russian).
- Epova L. A., Kuranova V. N. Some aspects of demographic structure of the common toad populations, *Bufo bufo* (Anura, Amphibia), of the Kuznetsk Alatau mountains (Russia) in an altitude gradient. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2019, no. 1 (25), pp. 181–197 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-18>
- Adams D. C., Church J. O. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution*, 2008, vol. 62, no. 2, pp. 413–420. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00297.x>
- Araújo M. B., Thuiller W., Pearson R. G. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 2006, vol. 33, iss. 10, pp. 1712–1728 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x>
- Ashton K. G. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology*, 2002, vol. 80, iss. 4, pp. 708–716.
- Blank L., Luoto M., Merilä J. Potential effects of climate change on the distribution of the common frog *Rana temporaria* at its northern range margin. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 2013, vol. 59, iss. 3, pp. 130–140. <https://doi.org/10.1080/15659801.2014.888825>
- Buckley L. B., Walter J. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, vol. 274, iss. 1614, pp. 1167–1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>
- Cvetković D., Tomasévič N., Ficetola G. F., Crnobrnja-Isailović J., Miaud C. Bergmann's rule in amphibians: Combining demographic and ecological parameters to ex-

plain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2009, vol. 47, iss. 2, pp. 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.032>

Hjernquist M. B., Söderman F., Jönsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate. *Oecologia*, 2012, vol. 170, iss. 3, pp. 641–649. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2338-4>

Kalayci T. E., Gül S., Dursun C., Karaoğlu H., Özdemir N. Age structure and body size variation in common toad (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) from three different altitudes in Turkey. *Russian Journal of Ecology*, 2019, vol. 50, iss. 4, pp. 397–403. <https://doi.org/10.1134/S106741361904009X>

Laugen A. T., Laurilla A., Jönsson K. I., Söderman F., Merilä J. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? *Evolutionary Ecology Research*, 2005, vol. 7, iss. 5, pp. 717–731.

Leung K. W., Yang S., Wang X., Tang K., Hu J. Ecogeographical adaptation revisited: Morphological variations in the plateau brown frog along an elevation gradient on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Biology*, 2021, vol. 10, no. 11, article number 1081. <https://doi.org/10.3390/biology10111081>

Morrison C., Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *Journal of Animal Ecology*, 2003, vol. 72, iss. 2, pp. 270–279.

Olalla-Tárraga M. Á., Rodríguez M. Á. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: Anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and*

Biogeography, 2007, vol. 16, iss. 5, pp. 606–617. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00309.x>

Roth S., Dolmen D., Nes K., Olsen O., Wangen G., Scheidt U. Large populations of the common toad *Bufo bufo* in Norway. *Herpetology Notes*, 2016, vol. 9, pp. 325–330.

Ruchin A., Artaev O., Sharapova E., Ermakov O., Ivanov A., Zamaletdinov R., Korzikov V., Bashinsky I., Pavlov A., Svinin A. O., Tabachishin V., Klenina A., Ganshchuk S., Litvinov N., Chetanov N., Vlasov A., Vlasova O. Occurrence of the amphibians in the Volga, Don River basins and adjacent territories (Russia): Research in 1996–2020. *Biodiversity Data Journal*, 2020, vol. 8, pp. 1–11. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.E61378>

Sinsch U., Marangoni F., Oromi N., Leskovar C., Sanuy D., Tejedo M. Proximate mechanisms determining size variability in natterjack toads. *Journal of Zoology*, 2010, vol. 281, iss. 4, pp. 272–281. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00702.x>

Slavenko A., Meiri S. Mean body sizes of amphibian species are poorly predicted by climate. *Journal of Biogeography*, 2015, vol. 42, iss. 7, pp. 1246–1254. <https://doi.org/10.1111/jbi.12516>

Sunday J. M., Bates A. E., Kearney M. R., Colwell R. K., Dulvy N. K., Longino J. T., Huey R. B. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, vol. 111, no. 15, pp. 5610–5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>

Yiming L. I., Cohen J. M., Rohr J. R. 2013. Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. *Integrative Zoology*, 2013, vol. 8, no. 2, pp. 145–161. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12001>